

网络出版时间:2012-04-16 15:40

网络出版地址: <http://www.cnki.net/kcms/detail/61.1390.S.20120416.1540.022.html>

西葫芦花蕾纵横径长度与小孢子发育关系研究

王朝阳,程永安,张恩慧,李 伟,马英夏,高海娜

(西北农林科技大学 园艺学院,农业部西北地区园艺作物生物学与种质创制重点实验室,陕西 杨凌 712100)

【摘 要】 【目的】研究西葫芦小孢子发育时期与花蕾纵径长度、横径长度和纵横径比之间的关系,找到一种能够快速准确判断小孢子发育时期的方法。**【方法】**以“春玉 2 号”为试材,采集第 3 位次雄花花蕾,测量其纵径、横径长度,计算纵横径比,观察对应的花蕾小孢子发育时期,寻找它们之间的相关性;同时观察不同位次上雄花小孢子的发育时期,比较各位次在小孢子相同发育时期花蕾纵径和横径长度的差异性。**【结果】**花蕾纵径长度和横径长度在四分体时期为 0.95~1.05 cm 和 0.48~0.52 cm,在单核早期为 1.06~1.15 cm 和 0.53~0.55 cm,在单核中后期为 1.16~1.25 cm 和 0.56~0.59 cm,在双核期为 1.26~1.35 cm 和 0.60~0.63 cm,小孢子各发育时期间花蕾纵横径长度均存在显著差异;“春玉 2 号”前 7 个位次上雄花小孢子相同发育时期的花蕾纵径长度或横径长度之间最大差值均为 0.04 cm,位次间差异不显著。**【结论】**“春玉 2 号”小孢子处于单核靠边期时,小孢子细胞膜和细胞壁加厚,细胞中出现大液泡,细胞核被挤到细胞的一侧,靠近细胞壁;小孢子发育时期与花蕾纵径长度或横径长度存在相关性,植株前 7 个位次上任何一朵雄花花蕾的纵径长度或横径长度均可作为判断小孢子发育时期的依据。

【关键词】 西葫芦;花蕾;纵径长度;横径长度;小孢子;发育时期

【中图分类号】 S642.601

【文献标识码】 A

【文章编号】 1671-9387(2012)05-0092-07

Studies on the relationship between bud size and microspore periods in squash

WANG Zhao-yang, CHENG Yong-an, ZHANG En-hui,
LI Wei, MA Ying-xia, GAO Hai-na

(College of Horticulture, Key Laboratory of Horticultural Plant Biology and Germplasm Innovation in Northwest China,
Ministry of Agriculture, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: 【Objective】 Research on the relationship between the squash microspore development and the morphological characteristics of the buds was done to find a method to confirm the microspore develop period quickly and accurately. **【Method】** Using the Chunyu 2 squash as experimental material, the third buds of the male flower were collected, the length and diameter surveyed, the ratio of length to diameter calculated, and the development periods of the microspores observed to find out the relationship between them. The periods of the buds in different turns were observed to find out the differences of the lengths and the diameters in different turns. **【Result】** The result showed that, while the peak stage of tetrad, early-uninucleate, late-uninucleate and binucleate of pollens appeared when the bud lengths were between 0.95—1.05 cm, 1.06—1.15 cm, 1.16—1.25 cm, 1.26—1.35 cm, and the breadths were between 0.48—0.52 cm, 0.53—0.55 cm, 0.56—0.59 cm, 0.60—0.63 cm. There were both significant differences between the

* [收稿日期] 2011-11-03

[基金项目] 国家“十一五”科技支撑计划项目(2009BAD8B02);国家大宗蔬菜产业技术体系项目(CARS-25)

[作者简介] 王朝阳(1987—),男,河北饶阳人,硕士,主要从事西葫芦生物技术研究。E-mail: zhaoyangwang0504@126.com

[通信作者] 程永安(1957—),男,陕西渭南人,研究员,硕士生导师,主要从事南瓜、西葫芦育种技术和专用品种的选育、南瓜功能成分研究。E-mail: yongan27@163.com

lengths or the diameters in different periods. The maximum differences of the lengths or the diameters in the same period were both 0.04. There were no significant differences between the buds at different turns. 【Conclusion】 When the microspore period of the Chunyu 2 squash was in late-uninucleate, the cell membrane and the cell wall got thicker, and large vacuoles appeared in the cells, the nucleus was packed to one side of the cell, close to the cell wall; there was relationship between the microspore periods and bud length or diameter. The length or the diameter of any bud at the first 7 turns can be used as a basis to judge the microspore periods.

Key words: squash; bud; lengths; diameters; microspore; period

西葫芦属于葫芦科 (Cucurbitaceae) 南瓜属 (*Cucurbita*), 是我国广泛栽培的一种蔬菜作物^[1]。近年来, 西葫芦栽培在我国南方地区主要采用露地形式, 北方地区主要采用设施形式, 全国西葫芦种植面积已达 30 余万 hm^2 , 在瓜类作物中栽培面积仅次于黄瓜。西葫芦的栽培对于满足我国“菜篮子工程”和鲜菜周年均衡供应均具有极其重要的社会效益和经济价值。西葫芦具有显著的杂种优势, 国内外西葫芦杂种一代品种均利用自交系培育而成, 获得高度纯合的自交系是选育新品种最重要的一步^[2]。西葫芦育种中利用常规育种方法获得纯合自交系一般需要多代自交选择, 而用单倍体育种方法通过小孢子培养获得双单倍体植株 (Double Haploid, 简称 DH), 再通过自交就能获得高度纯合的自交系, 这可以大大缩短育种周期^[3]。西葫芦小孢子培养受诸多因素影响, 其中雄花小孢子发育时期对小孢子诱导成功起着关键作用, 镜检判断小孢子发育时期相对费工费时, 因而, 寻找一种利用花蕾形态指标判断其小孢子发育时期的方法就显得尤为重要。前人在黄瓜^[4]、南瓜^[5]、辣椒^[6-7]、番茄^[8-9]、大白菜^[10]和甘蓝^[11]等作物中的研究表明, 花蕾小孢子发育时期与花蕾的纵径长度、横径长度、纵横径比、花瓣与花药长度比等相关; 而有关西葫芦花蕾小孢子发育时期与花蕾形态指标的相关性研究尚未见报道。为此, 本试验探索西葫芦花蕾的纵径长度、横径长度和纵横径比与小孢子发育时期的关系, 以期找到一种能够快速准确判断花蕾小孢子发育时期的方法, 为西葫芦小孢子的培养研究创造必要条件。

1 材料与方法

1.1 材料

以西北农林科技大学选育的西葫芦新品种“春玉 2 号”^[12]为试验材料, 2010-03-10 温室播种育苗, 03-25 定植于大田中棚中, 田间进行常规管理, 05-06 开始采集雄花花蕾进行观察研究。

1.2 方法

1.2.1 西葫芦小孢子发育时期的细胞学观察 当供试西葫芦品种进入初花期后, 每天上午 08:00—10:00 采集植株上不同大小的雄花花蕾, 放于自封袋中, 用冰盒带回实验室观察。在室内用游标卡尺测量花蕾纵径、横径、萼片长度, 然后小心剥去花蕾的萼片和花瓣, 将花药放于载玻片上, 用刀片将花药从中部切断, 用镊子轻轻挤压花药, 将小孢子涂抹于载玻片上, 去掉花药壁残渣, 滴 1 滴醋酸-洋红染色液, 盖上盖玻片, 2~3 min 后, 用体积分数 45% 醋酸分色制片^[13]。用 Motic 倒置显微镜进行观察, 先在 100 倍下找到视野, 再在 400 倍下观察小孢子所处的发育时期并拍照。

1.2.2 西葫芦小孢子发育时期与花蕾纵横径的关系 选取第 3 位次雄花花蕾作为研究对象, 采集不同大小花蕾, 并测量其纵径、横径长度, 计算纵横径比; 然后用醋酸-洋红染色法制片, 显微镜下观察不同大小花蕾小孢子的发育时期, 每个花蕾镜下随机观察 5 个视野, 当平均每个视野中有 70% 的小孢子处于同一时期时, 则确定其为该花蕾小孢子所处的发育时期; 每个小孢子发育时期观察 10 个花蕾。

1.2.3 西葫芦不同位次花蕾纵横径长度与小孢子的发育关系 分别选取供试西葫芦品种植株第 1, 3, 5, 7, 9 位次雄花的不同大小花蕾, 并测量每个花蕾的纵径、横径, 计算纵横径比。随后用醋酸-洋红染色法制片, 观察每个雄花花蕾小孢子不同发育时期对应花蕾的大小。根据观察结果, 分析不同位次雄花花蕾小孢子在同一发育时期对应花蕾纵径和横径的差异性。

1.2.4 数据分析 试验数据采用 DPS 系统进行处理, 差异显著性检验采用 Duncan 法^[14]分析。

2 结果与分析

2.1 西葫芦小孢子发育时期的细胞学观察

据观察, 西葫芦雄花小孢子发育主要经历小孢

子母细胞、二分体时期、四分体时期、单核期、双核期和
和三核期等发育时期,最终形成内含 1 个营养核和

2 个生殖核的成熟花粉粒。西葫芦小孢子发育时期
的观察结果见图 1。

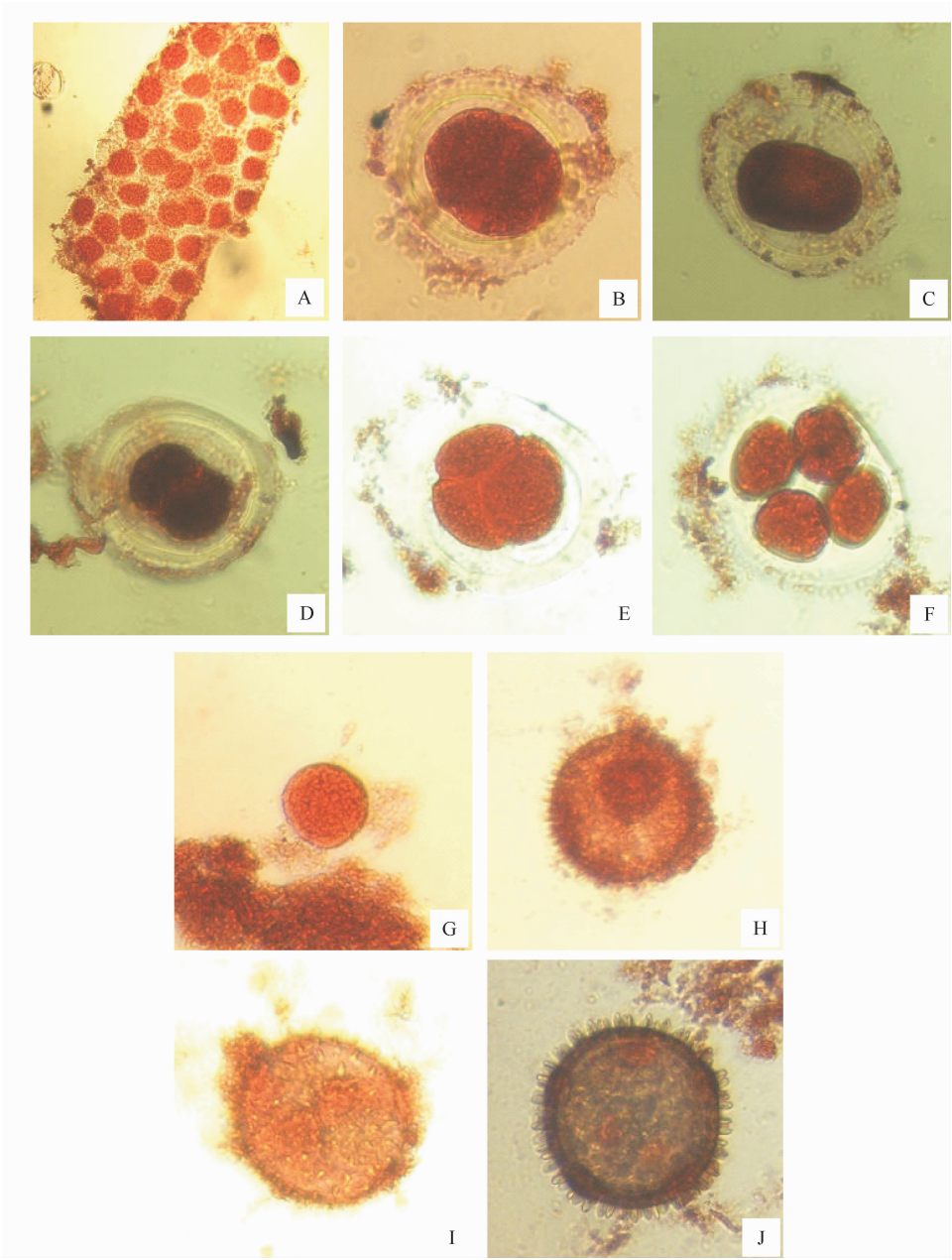


图 1 西葫芦小孢子不同发育时期的显微观察(400×)

A—B. 小孢子母细胞;C—D. 二分体时期;E—F. 四分体时期;G—H. 单核期;I. 双核期;J. 三核期

Fig. 1 Different development periods of squash microspore(400×)

A—B. Microsporocyte;C—D. Dyad;E—F. Tetrad;G—H. Uninucleate;I. Binucleate;J. Trinucleate

由图 1 可以看出,雄花小孢子在发育母细胞时
期,细胞紧密排列(图 1A),每一个小孢子母细胞表
面都包裹着一层厚而透明的胼胝质,细胞核被染成
红色,清晰可见(图 1B);随着花粉母细胞的发育,细
胞核分裂为 2 个核,分向两极,但是由于两核仍然被
包裹在一个细胞内,且两核之间距离很近,看上去好
像小孢子母细胞的细胞核由圆形变成椭圆形(图

1C),部分可以隐约看到 2 个核分离(图 1D);二分体
形成后,2 个细胞核各分裂成 2 个核,形成四分体细
胞,四分体初期,4 个细胞核紧密排列,呈正四面体
形(图 1E);随后 4 个细胞核逐渐分离,并形成各自
的细胞膜和细胞壁,但仍被同一层胼胝质包裹,在制
片过程中 4 个核被压在一个平面,呈“田”字形排列
(图 1F);小孢子进一步发育,四分体形成的 4 个单

核小孢子突破包裹的胼胝质层,形成4个独立的单核孢子,此时小孢子细胞核居于细胞中央,核大,染色清晰可见,花粉壁形成,可见棘刺状突起,但仍较薄(图1G);随后小孢子迅速增大,细胞膜和细胞壁加厚,细胞中出现小液泡,随着液泡增大,细胞核被挤到细胞的一侧,靠近细胞壁,此时即为单核后期,又称单核靠边期(图1H);随后小孢子细胞核发生一次不均等分裂,形成一个较大的营养核和一个较小的生殖核,此时小孢子成为双核孢子(图1I),随后生殖核又进行一次均等分裂,形成三核小孢子,花粉壁进一步增厚,成熟花粉粒结构形成(图1J)。

2.2 西葫芦小孢子发育时期与花蕾纵横径的关系

从表1可以看出,西葫芦小孢子从四分体时期到双核期的4个发育时期,花蕾纵径长度、横径长度和纵横径比都有增长的趋势。四分体时期到双核

期,纵径长度平均值由0.99 cm增长到1.30 cm,横径长度平均值由0.50 cm增长到0.62 cm,各时期间两者长度均存在显著或极显著差异;除四分体时期外,小孢子纵横径比在其余3个发育时期差异不显著。小孢子发育的4个时期对应的花蕾纵径和横径长度分别为0.95~1.05 cm、1.06~1.15 cm、1.16~1.25 cm、1.26~1.35 cm和0.48~0.52 cm、0.53~0.55 cm、0.56~0.59 cm、0.60~0.63 cm;而纵径长度大于1.35 cm、横径长度大于0.63 cm时,小孢子发育均已进入三核期。此结果表明,西葫芦小孢子发育时期与花蕾纵径长度或横径长度存在相关性,两者长度可作为判断小孢子发育时期的依据;而纵横径比与小孢子发育时期相关性不明显,其不能作为判断小孢子发育时期的标准。

表1 西葫芦小孢子发育时期与花蕾纵横径长度的关系

小孢子发育时期 The microspore development periods	纵径长度/cm Length		横径长度/cm Diameter		纵横径比 The ratio of length to diameter	
	范围 Range	平均值 Average	范围 Range	平均值 Average	范围 Range	平均值 Average
四分体时期 Tetrad	0.95~1.05	0.99±0.01 dD	0.48~0.52	0.50±0.01 dC	1.96~2.00	1.98±0.02 bA
单核早期 Early-uninucleate	1.06~1.15	1.09±0.02 cC	0.53~0.55	0.54±0.01 cB	2.01~2.05	2.03±0.03 abA
单核中后期 Late-uninucleate	1.16~1.25	1.20±0.01 bB	0.56~0.59	0.57±0.01 bB	2.06~2.09	2.08±0.04 aA
双核期 Binucleate	1.26~1.35	1.30±0.01 aA	0.60~0.63	0.62±0.01 aA	2.10~2.13	2.12±0.03 aA

注:表内数据以“平均值±标准误”表示,同列数据后标不同小写字母表示在P=0.05水平下差异显著,标不同大写字母表示在P=0.01水平下差异极显著,表2同。
Note: The data in the table are expressed as “average value±standard error”. The different letters express significant difference at the P=0.05 level of probability. The different capital letters express greatly significant difference at the P=0.01 level of probability. Table 2 is the same.

处于不同小孢子发育时期的西葫芦花蕾形态见图2。图2显示,小孢子处于四分体时期时,花蕾整体呈白色,萼片表面密布白色绒毛,尖端呈黄绿色,紧密切合(图2a);小孢子处于单核早期时,花蕾颜色呈淡黄绿色,萼片开始松动,表面白色绒毛较四分体时期稀疏,萼片尖端开始开裂(图2b);单核后期,西葫芦花蕾颜色呈淡绿色,萼片上端绒毛稀疏,萼片

开裂部分增大(图2c);双核期时,花蕾仍呈浅绿色,萼片表面白色绒毛稀疏减少,萼片开裂增大,萼片之间出现缝隙,尖端开始向后卷曲,露出淡绿色花冠(图2d);双核期后,萼片开裂进一步扩大,可以清晰地看到萼片包裹的绿色花冠,萼片尖端向后卷曲明显(图2e—g)。



图2 处于不同小孢子发育时期的西葫芦花蕾
a. 四分体时期;b. 单核早期;c. 单核中后期;d. 双核期;e—g. 花粉发育后期
Fig. 2 Squash buds in different microspore development periods
a. Tetrad;b. Early-uninucleate;c. Late-uninucleate;d. Binucleate;e—g. Late-pollen development stage

2.3 西葫芦不同位次花蕾小孢子发育时期与花蕾纵横径的关系

从表 2 可以看出,在西葫芦小孢子发育的 4 个发育时期中,花蕾纵径长度在四分体时期以第 1 位次雄花花蕾纵径最长,为 1.00 cm,第 7 位次最短,为 0.97 cm;单核早期、单核中后期各位次纵径长度之间最大分别相差 0.02 和 0.04 cm。四分体时期花蕾横径长度最长为第 3 位次,最短为第 9 位次,两者相差 0.04 cm;单核早期、单核中后期各位次横径长度之间最大分别相差 0.02 和 0.03 cm。这 3 个

时期花蕾的纵径长度和横径长度不同位次之间差异不显著。双核期第 1 位次与第 9 位次上花蕾纵径长度存在显著差异,第 1、3 位次与第 9 位次花蕾横径长度存在显著差异,而第 1、3、5、7 位次间差异不显著。上述结果表明,西葫芦小孢子发育时期与花蕾纵、横径长度的关系在不同位次间存在一致性,在植株开花后的前 7 个位次上,任何一朵雄花都可以花蕾纵径长度或横径长度为标准判断小孢子的发育时期。

表 2 西葫芦不同位次花蕾小孢子发育时期与花蕾纵横径长度的关系

Table 2 Relationship between the microspore development periods and bud sizes of squash in different bud nodes

小孢子发育时期 The microspore development period	雄花位次 Male flower turns	纵径长度/cm Length	横径长度/cm Diameter
四分体时期 Tetrad	1	1.00±0.01 eE	0.51±0.01 eE
	3	0.99±0.02 eE	0.52±0.01 eE
	5	0.99±0.01 eE	0.50±0.01 eE
	7	0.97±0.01 eE	0.49±0.01 eE
	9	0.98±0.02 eE	0.48±0.01 eE
单核早期 Early-uni-nucleate	1	1.09±0.02 dD	0.54±0.01 dD
	3	1.10±0.01 dD	0.55±0.01 dD
	5	1.09±0.01 dD	0.54±0.01 dD
	7	1.08±0.02 dD	0.54±0.02 dD
	9	1.08±0.02 dD	0.53±0.01 dD
单核中后期 Late-uninucleate	1	1.22±0.01 cC	0.58±0.01 cC
	3	1.19±0.01 cC	0.57±0.02 cC
	5	1.20±0.01 cC	0.57±0.01 cC
	7	1.18±0.02 cC	0.56±0.01 cC
	9	1.19±0.01 cC	0.55±0.01 cC
双核期 Binucleate	1	1.33±0.01 bB	0.63±0.01 bB
	3	1.31±0.01 baB	0.63±0.02 bB
	5	1.30±0.02 baB	0.62±0.01 baB
	7	1.29±0.02 baB	0.62±0.01 baB
	9	1.27±0.01 aB	0.61±0.02 aB

3 讨 论

植物的雄花发育由小孢子到成熟花粉粒一般要经历 6 个时期,在植物小孢子培养中,由小孢子的配子体发育转向胚胎发育主要发生在小孢子发育单核靠边期,因此,选择适宜发育时期的小孢子是小孢子培养成功的重要因素。在黄瓜花药培养中,小孢子最佳培养时期为单核中后期^[4];甘蓝单核靠边期的小孢子培养效果最佳,而其他时期诱导率则大大降低^[11];辣椒处于单核靠边期的小孢子最适宜进行游离小孢子培养^[6-7]。本研究观察到,西葫芦雄花小孢子发育的各个时期均有其特殊形态,易于区别,其中处于单核靠边期的形态特点为细胞膜和细胞壁加厚,细胞中出现大液泡,细胞核被挤到细胞的一侧,靠近细胞壁。

植物雄花小孢子发育时期与其花蕾的某些外部性状指标具有一定的相关性,但不同作物的相关性指标不尽相同。南瓜小孢子发育时期与花蕾的纵横径比紧密相关,花蕾纵横径比为 2.4~2.6 时,小孢子发育处于单核期^[5];茄子小孢子发育时期与萼裂基部差有一定关系,萼裂基部差在 0~0.2 cm 时,处于单核期的小孢子所占比例相对最高^[15-16];辣椒小孢子发育时期与花蕾纵径长度和横径长度密切相关,纵径长度在 4.253~5.074 mm、横径长度在 4.191~5.367 mm 时,其小孢子处于单核靠边期^[6-7];番茄花药与花蕾直径的比值为 1.54~2.08 时,花蕾含单核靠边期的小孢子比率最高^[8-9];大白菜花蕾长度为 2.0~3.0 mm 时,54%~70%的小孢子发育处于单核靠边期,最适合花药培养^[10]。本研究得出,西葫芦小孢子发育时期与花蕾纵径长度

或横径长度密切相关,当纵径长度或横径长度分别为 1.06~1.15 cm 或 0.53~0.55 cm 时,小孢子发育处于单核早期;为 1.16~1.25 cm 或 0.56~0.59 cm 时,小孢子发育处于单核中后期;而与纵横径比相关性不明显,这与在南瓜^[5]上的研究结果不一致,可能与南瓜属的种间差异有关。

西葫芦“春玉 2 号”为短蔓型品种,一般雄花着生在第 4 节之后,连续 2~3 节或间断几个节位后再生长雄花;植株第 1 朵雄花开放时,已分化出许多雄花花芽,当植株上最早 1 朵雄花显露时,若植株生长环境适宜,将在 2 周内生长出 7~8 朵雄花花蕾,其雄花之间生长发育均匀、健壮。本研究发现,西葫芦小孢子发育时期与花蕾纵横径长度的关系在第 1—7 位次雄花花蕾之间存在一致性,验证了“春玉 2 号”西葫芦雄花生长发育的特点,由此也证明了“春玉 2 号”前 7 个位次雄花花蕾之间的生长发育具有一致性,在其中任何位次上的雄花花蕾的纵径长度或横径长度均可作为判断小孢子发育时期的指标。

4 结 论

西葫芦“春玉 2 号”品种的雄花小孢子发育过程符合西葫芦花粉粒的生长发育规律,其小孢子发育经历小孢子母细胞、二分体时期、四分体时期、单核期、双核期和三核期等 6 个时期,最终形成内含 1 个营养核和 2 个生殖核的成熟花粉粒;小孢子处于单核靠边期时细胞膜和细胞壁加厚,细胞中出现大液泡,细胞核被挤到细胞的一侧,靠近细胞壁。西葫芦雄花小孢子发育时期与花蕾纵径长度或横径长度存在相关性,纵径长度或横径长度均可作为小孢子发育时期的判断依据,当纵径长度或横径长度分别为 1.06~1.15 cm 或 0.53~0.55 cm 时,小孢子发育处于单核早期;为 1.16~1.25 cm 或 0.56~0.59 cm 时,小孢子发育处于单核中后期。“春玉 2 号”植株前 7 个位次雄花花蕾的生长发育具有一致性,不同位次雄花小孢子发育时期与花蕾纵、横径长度的关系相同,前 7 个位次中任何一个位次的花蕾纵径长度或横径长度均可作为判断小孢子发育时期的依据。

[参考文献]

[1] 徐 静. 西葫芦雌核离体高效培养体系的建立 [D]. 乌鲁木齐:新疆农业大学,2008.
Xu J. Construction of high efficient system *in vitro* gynogenesis in summer squash(*Cucurbita pepo* L.) [D]. Urumqi: Xinjiang Agricultural University,2008. (in Chinese)

[2] 罗伯祥,孙玉东,朱明超,等. 西葫芦育种现状与发展趋势 [J]. 种子,2002(4):44-45.
Luo B X,Sun Y D,Zhu M C,et al. Squash breeding current situation and the development tendency [J]. Seed,2002(4):44-45. (in Chinese)
[3] 杨安平,张恩慧,郑爱泉,等. 秋水仙碱对甘蓝游离小孢子胚胎发生及发育的影响 [J]. 西北农林科技大学学报:自然科学版,2010,38(8):131-137.
Yang A P,Zhang E H,Zheng A Q,et al. Effects of colchicine on embryogenesis and development of isolated microspore in *Brassica oleracea* var. capitata [J]. Journal of Northwest A&F University:Nat Sci Ed,2010,38(8):131-137. (in Chinese)
[4] 谢 森,秦丽颖,潘俊松,等. 黄瓜花器形态发生、小孢子发育与花药培养 [J]. 西北植物学报,2005,25(6):1096-1100.
Xie M,Qin L Y,Pan J S,et al. Flower morphogenesis and microspore development versus anther culture of cucumber [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin,2005,25(6):1096-1100. (in Chinese)
[5] 孙守如,陈解放,翟庆慧,等. 南瓜花蕾大小与花粉发育时期关系的初探 [J]. 河南农业大学学报,2009,43(6):620-624.
Sun S R,Chen J F,Zhai Q H,et al. Preliminary studies on the relationship between bud size and pollen development stages in pumpkin [J]. Journal of Henan Agricultural University,2009,43(6):620-624. (in Chinese)
[6] 张 芳,李海涛,张馨宇. 不同基因型辣椒相同花器外部形态小孢子发育时期的差异 [J]. 中国蔬菜,2009(10):23-27.
Zhang F,Li H T,Zhang X Y. Differences in cytological development period of capsicums microspore with same flower organ morphology of different genotypes [J]. China Vegetables,2009(10):23-27. (in Chinese)
[7] 张菊平,巩振辉,刘珂珂,等. 辣椒小孢子发育时期与花器形态的相关性 [J]. 西北农林科技大学学报:自然科学版,2007,35(3):153-158.
Zhang J P,Gong Z H,Liu K K,et al. Interrelation of cytological development period of peppers microspore and the morphology of flower organ [J]. Journal of Northwest A&F University:Nat Sci Ed,2007,35(3):153-158. (in Chinese)
[8] 辛建华,张永华,苑育文. 加工番茄小孢子发育时期与花器形态相关性研究 [J]. 北方园艺,2007(5):15-17.
Xin J H,Zhang Y H,Yuan Y W. Study on interrelation of cytological development period of processing tomato microspore and morphology of flower organ [J]. Northern Horticulture,2007(5):15-17. (in Chinese)
[9] 申 娟,曹刚强,梁秋霞,等. 番茄小孢子发育时期的检测和活性鉴定 [J]. 长江蔬菜,2008(10b):21-24.
Shen J,Cao G Q,Liang Q X,et al. Identification of cytological development period and activity of tomato's microspore [J]. Journal of Changjiang Vegetables,2008(10b):21-24. (in Chinese)
[10] 邹金美,刘小叶,张国广. 春、夏大白菜花药培养胚状体诱导的影响因素研究 [J]. 种子,2009,28(3):21-27.
Zou J M,Liu X Y,Zhang G G. Influence of some factors on

pollen embryoid induction in anther culture of Chinese cabbage [J]. Seed, 2009, 28(3): 21-27. (in Chinese)

[11] 汤青林, 宋 明, 张钟灵. 甘蓝类蔬菜游离小孢子培养研究进展 [J]. 西南农业学报, 2000, 13(3): 98-103.
Tang Q L, Song M, Zhang Z L. The advances of studies on isolated microspore culture in cole crops [J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2000, 13(3): 98-103. (in Chinese)

[12] 程永安, 张恩慧, 许忠民, 等. 西葫芦新品种“春玉 2 号”的选育 [J]. 中国农学通报, 2006, 22(8): 338-340.
Cheng Y A, Zhang E H, Xu Z M, et al. A new summer squash F₁ hybrid-‘Chunyu No. 2’ [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2006, 22(8): 338-340. (in Chinese)

[13] 孙爱新, 赵 漾, 吕国华, 等. 瓜尔豆小孢子发育时期与花器形态相关性研究 [J]. 石河子大学学报: 自然科学版, 2004, 22(4): 103-106.
Sun A X, Zhao Y, Lü G H, et al. Research on interrelation of cytological development period of guar’s microspore and the morphology of flower organ [J]. Journal of Shihezi University; Natural Science, 2004, 22(4): 103-106. (in Chinese)

[14] 魏军亚, 刘德兵, 张越阳, 等. 芒果小孢子发育时期与花器形态的相关性 [J]. 热带作物学报, 2009, 30(10): 1442-1446.
Wei J Y, Liu D B, Zhang Y Y, et al. Correlation of cytological development period of mango (*Mangifera indica* L.) microspore with the morphology of floral organ [J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2009, 30(10): 1442-1446. (in Chinese)

[15] 孙治强, 郭玲娟, 胡建斌. 茄子小孢子发育时期与其淀粉着色率关系研究 [J]. 河南农业大学学报, 2009, 43(3): 278-281.
Sun Z Q, Guo L J, Hu J B. Research on relationship between development period and the starch dying of eggplant microspore [J]. Journal of Henan Agricultural University, 2009, 43(3): 278-281. (in Chinese)

[16] 佟曦然, 顾淑荣, 朱至清, 等. 茄子游离小孢子培养中小孢子发育的细胞学观察 [J]. 农业生物技术学, 2007, 15(5): 861-866.
Tong X R, Gu S R, Zhu Z Q, et al. Cytological observations on androgenesis in isolated microspores cultures of eggplant [J]. Journal of Agricultural Biotechnology, 2007, 15(5): 861-866. (in Chinese)

(上接第 91 页)

[13] 王 强, 张其德, 匡廷云, 等. 超高产杂交稻不同生育期的光合色素含量、净光合速率和水分利用效率 [J]. 植物生态学报, 2002, 26(6): 647-651.
Wang Q, Zhang Q D, Kuang T Y, et al. Pigments content, net photosynthesis rate and water use efficiency of two super high-yield rice hybrids at different developmental stages [J]. Acta Phytocologica Sinica, 2002, 26(6): 647-651. (in Chinese)

[14] Lawlor D W. Limitation to photosynthesis in water stressed leaves; Stomata versus metabolism and the role of ATP [J]. Ann Bot, 2002, 89: 871-885.

[15] 李 耕, 高辉远, 赵 斌, 等. 灌浆期干旱胁迫对玉米叶片光系统活性的影响 [J]. 作物学报, 2009, 35(10): 1916-1922.
Li G, Gao H Y, Zhao B, et al. Effects of drought stress on activity of photosystems in leaves of maize at grain filling stage [J]. Acta Agronomica Sinica, 2009, 35(10): 1916-1922. (in Chinese)

[16] 梁光商. 水稻生态学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 1983.
Liang G S. Rice ecology [M]. Beijing: China Agriculture Press, 1983. (in Chinese)

[17] 袁菊红, 屠乃美, 胡绵好, 等. 水稻和陆稻品种抗旱性综合评价 [J]. 中国农学通报, 2005, 21(6): 167-170.
Yuan J H, Tu N M, Hu M H, et al. Comprehensive evaluation of drought resistance of upland and lowland rice [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2005, 21(6): 167-170. (in Chinese)

[18] Andrews T J, Lorimer G M. Rubisco: Structure, mechanism and prospects for improvement [C]// Hatch M D, Boardman N K. The biochemistry of plants. Vol 10. New York: Academic Press, 1987: 131-218.

[19] Bernacchi C J, Singaas E L, Pimentel C, et al. Improved temperature response functions for models of rubisco-limited photosynthesis [J]. Plant Cell Environ, 2001, 24: 253-259.

[20] Parry M A J, Madgwick P J, Carvahlo J F C, et al. Prospects for increasing photosynthesis by overcoming the limitations of rubisco [J]. Agric Sci, 2007, 145: 31-43.

[21] 李 瑞, 周 玮, 李 丽, 等. 水稻叶片自然衰老过程中 Rubisco 大亚基的含量变化 [J]. 中国水稻科学, 2009, 23(5): 555-558.
Li R, Zhou W, Li L, et al. Changes in relative content of rubisco large subunit in naturally senescing rice leaves [J]. Chinese Journal of Rice Science, 2009, 23(5): 555-558. (in Chinese)

[22] Ebukanson G J. Retardation of chloroplast ATPase activity in maize seedlings by drought stress [J]. J Plant Physiol, 1987, 129: 187-189.

[23] Gimenez C, Mitchell V G, Lawlor D W. Regulation of photosynthetic rate of two sunflower hybrids under water stress [J]. Plant Physiol, 1992, 98: 516-524.